

Die Fortbewegungsarten des Flußkrebsees.

Von

Hermann Voelkel.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Marburg.)

(Eingegangen am 23. Dezember 1921.)

Die nachstehend wiedergegebenen Beobachtungen und Versuche sind im Zoologischen Institut der Universität Marburg angestellt worden und bilden zwei mit 9 Abbildungen versehene Kapitel aus der bei der dortigen Philosophischen Fakultät im Juli 1919 eingerichteten Disserationsarbeit, welche bisher nicht vollständig im Druck erscheinen konnte.

Für den Gang der Krebse sind die Untersuchungen von List¹⁾ stets maßgebend gewesen. Die von ihm aufgestellten „Gesetze“ enthalten jedoch einen Fehler, der zu einer genaueren Nachprüfung anregte und zu abweichenden Resultaten führte.

Beim Flußkrebs, *Potamobius astacus* Leach, lassen sich zweierlei Fortbewegungsarten unterscheiden: 1. der Gang und 2. das Schwimmen durch Schwanzschlag.

1. Der Gang des Flußkrebsees.

Den Ausführungen Lists über die Haltung des Körpers, der einzelnen Glieder der Gehfußpaare sowie der Wirkung der Glieder als Schieber resp. Zieher wäre nichts hinzuzufügen. Diese Beobachtungen konnten bestätigt werden. Des weiteren stellt List zwei Gesetze für den Gang der Flußkrebse auf, welche auch u. a. durch Bethe²⁾ eine Bestätigung gefunden haben. Diese lauten:

„1. Die Reihenfolge der Gehfüße einer Seite bei dem Vorwärtsgang ist folgende: 1., 3., 2., 4. Gehfuß (die umgekehrte Reihenfolge findet beim Rückwärtsgang statt).

2. Mit dem ersten Gehfuß der rechten Seite tritt gleichzeitig der 3. der linken in Funktion, in gleicher Weise der 3. mit dem 1., der 2. mit dem 4. und der 4. mit dem 2. Gehfuß.

3. Während der Bewegung ruht der Krebsekörper immer auf sechs Füßen, die in einem verschiedenen Stadium ihrer Wirkung sind.“

¹⁾ Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. I: *Astacus fluviatilis*. Morpholog. Jahrb. **22**. 1895.

²⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **68**. 456. 1897.

Diese Gesetze enthalten einen Fehler. Wird das zweite derselben als richtig angenommen, so ist das erste Gesetz, wie es List für die rechte und linke Seite des Krebses aufstellt, hinfällig. Dies wird durch folgendes Schema veranschaulicht, das man erhält, wenn man laut dem zweiten der Gesetze die Reihenfolge der Gehfüße nebeneinander schreibt.

Rechte Seite		Linke Seite
1. Gehfuß	mit	3. Gehfuß
3. Gehfuß	mit	1. Gehfuß
2. Gehfuß	mit	4. Gehfuß
4. Gehfuß	mit	2. Gehfuß

Es ergibt sich sonach für die linke Seite die Reihenfolge: 3., 1., 4., 2. Gehfuß; oder mit dem 1. Gehfuß begonnen: 1., 4., 2., 3. Gehfuß. Hiernach könnte das erste Gesetz nur für die eine Seite des Krebses Geltung haben.

Die Beobachtung an *Potamobius astacus* var. *nobilis*, var. *torrentium* und var. *leptodactylus* zeigten, daß sich eine Gesetzmäßigkeit in der Reihenfolge der benutzten Gehfüße beim Vorwärts- und Rückwärtsgang nur beim absolut geraden Gang und auf ebenem Boden aufstellen läßt. Um eine möglichst genaue Kontrolle der Beobachtung zu erzielen, wurde eine Reihe von Aufzeichnungen ausgeführt. Aus der großen Zahl der Versuchsreihen sei eine hier wiedergegeben. Die miteinander in Funktion tretenden Gehfüße der linken und rechten Seite sind untereinander geschrieben.

Versuchsreihe II. Dauer 1 Min. 3 Sek.¹⁾

Rechts: [1324 2314 1324] 1324 1324 1324 1324 1324 1324 1324 1324 1324
 Links: [2413 1234 2314] 2413 2413 2413 2413 2413 2413 2413 2413 2413
 Rechts: 1324 1324 1324 1324 1324 1324 [1324 2312 41] 1324 1324 1324 1324
 Links: 2413 2413 2413 2413 2413 2413 [2432 4132 34] 2413 2413 2413 2413
 Rechts: 1324 1324 1324
 Links: 2413 2413 2413

Aus allen Versuchsreihen geht unzweideutig die Reihenfolge 1., 3., 2., 4. Gehfuß für beide Seiten hervor. Das erste Listsche Gesetz besteht somit zu Recht.

Diesen regelmäßigen Gang führt der Krebs jedoch nicht immer und ausschließlich aus, zwischendurch und besonders zu Beginn der Fortbewegung vollführt er mehrere „Takte“ unregelmäßigen Ganges. In dem angeführten Beispiel wurden vom Krebs zu Beginn drei Takte unregelmäßigen, hierauf 15 Takte regelmäßigen, dann $2\frac{1}{2}$ Takte unregelmäßigen und zuletzt wieder 7 Takte regelmäßigen Ganges ausgeführt. Es wurde ein solcher Wechsel zwischen regelmäßigem und unregelmäßigem Gange bis zu achtmal beobachtet. Es zeigte sich, daß in den meisten Fällen während des unregelmäßigen Ganges ein Abweichen des Krebses von der Geraden der Bewegungsrichtung stattfand.

¹⁾ Die Takte unregelmäßigen Ganges sind eingeklammert.

Stellt man die Gehfüße nach der Häufigkeit ihrer Benutzung während eines unregelmäßigen Ganges in einer Tabelle zusammen, so ergibt sich, daß bei der Abweichung des Krebses von der Geraden nach links der 1. Gehfuß der rechten Seite und der 4. der linken Seite je einmal mehr benutzt wurden als dieselben der Gegenseite. In dem angeführten Beispiel sind die Gehfüße während des unregelmäßigen Ganges gleich oft benutzt worden. Es zeigte sich auch keine Abweichung von der Geraden.

Aus der häufigeren Benutzung der Gehfüße der einen Seite läßt sich jedoch nicht auf die Richtung der Abweichung schließen, da auch die Größe der von den Gehfüßen jeweils beschriebenen Bahn maßgebend ist.

Aus den Versuchsreihen läßt sich das erste Gesetz von List ableiten, aus denselben geht jedoch auch hervor, daß im zweiten ein Fehler vorhanden ist. Mit dem ersten Gehfuß der rechten Seite tritt der 2. der linken, in gleicher Weise mit dem 3. der vierte, mit dem 2. der erste und mit dem 4. der dritte Gehfuß in Funktion.

Dieses Zusammenarbeiten der beiden Seiten ergab sowohl die direkte Beobachtung, als es auch unabhängig hiervon aus den angestellten Versuchsreihen abgeleitet werden konnte. Der Unterschied im Rhythmus der Gehfußbewegungen der einen und der anderen Seite beträgt einen Dreivierteltakt.

Beim unregelmäßigen Gange läßt sich auch hier keine Gesetzmäßigkeit ableiten, es werden vom Krebs sogar des öfteren dieselben Gehfüße beider Seiten gleichzeitig gebraucht.

Beim regelmäßigen Gange treten der 1. und 3. resp. der 2. und 4. Gehfuß derselben Seite kurz hintereinander, fast gleichzeitig in Funktion und beschreiben ihre Bahnen. Da dieselbe Beobachtung gleichzeitig auch auf der anderen Seite gemacht wurde, so folgt daraus, daß der Körper des Krebses in jeder Phase der Bewegung nur auf vier Gehfüßen ruht. Das dritte Gesetz von List kann demnach nicht bestätigt werden. Die Gesetze für den Gang des Flußkrebsses würden somit lauten:

1. Die Reihenfolge der Gehfüße einer Seite beim Vorwärtsgang ist folgende: 1., 3., 2., 4. Gehfuß (die umgekehrte Reihenfolge findet beim Rückwärtsgang statt).

2. Mit dem 1. Gehfuß der rechten Seite tritt gleichzeitig der 2. der linken in Funktion, in gleicher Weise der 3. mit dem 4., der 2. mit dem 1. und der 4. mit dem 3. Gehfuß.

3. Während der Bewegung ruht der Körper des Krebses immer auf vier Füßen, die in einem verschiedenen Stadium ihrer Wirkung sind.

2. Das Schwimmen des Flußkrebsses.

Die zweite Fortbewegungsart des Flußkrebsses besteht im Fortschnellen des Körpers durch einzelne Schwimmstöße, hervorgerufen durch

Schläge des Abdomens. Eine Untersuchung und Erklärung dieser Art der Fortbewegung ist bis auf einzelne kurze Erwähnungen, so z. B. bei Huxley¹⁾, in der Literatur nicht zu finden. Es sei deshalb der Versuch gemacht, diese Fortbewegungsart zu erläutern²⁾.

Das Schwimmen, ausgeführt durch einen kräftigen Schwanzschlag, gehört nicht zu den gewöhnlichen Fortbewegungsarten des Krebses, sondern erfolgt nur auf stärkere Reize hin und ist als Fluchtreflex zu deuten. Bei jungen Krebsen läßt sich der Schwanzschlag stets auslösen, wenn man das Tier mit Daumen und Mittelfinger von oben her am hinteren Ende des Cephalothorax faßt und hierauf mit dem Zeigefinger derselben Hand über die Dorsalseite des ersten und zweiten Abdominalsegmentes hinstreicht. Die Reaktion erfolgt stets, gleichgültig ob die Tiere hierbei im Wasser oder in der Luft schwebend gehalten werden. Zum Studium des Schwimmens selbst und der beschriebenen Bahn wurden Krebse, die mindestens drei Tage lang in einem vollständig vom Licht abgeschlossenen Aquarium gehalten wurden, benutzt. Bei diesen wurde der Ruderschlag sehr leicht durch einen Lichtreiz ausgelöst.

Der Schwanzschlag kommt durch die plötzliche Kontraktion der tiefen Abdominalmuskulatur zustande. Die große Zahl der Muskelzüge zeigt, daß der Krebs mit dem Schwanzschlage eine verhältnismäßig große Kraft entwickelt.

Bevor der Krebs den Schwanzschlag ausführt, hebt er sich mit Hilfe der Gehfüße von der Unterlage etwas ab, die Scheren und Antennen werden nach vorn ausgestreckt, die Uropoden gespreizt, der „Schwanzfächer“ hierdurch ausgebreitet; alsdann erfolgt eine plötzliche Kontraktion der Abdominalmuskulatur. Der Enderfolg ist, daß der Körper des Krebses (natürlich nur, wenn er sich im Wasser befindet) vom Boden abgehoben und nach rückwärts geschleudert wird.

Das Abdomen wird beim Schwimmen so weit gegen die Ventralseite eingeschlagen, daß das Ende des Telson die Ansatzstellen der letzten drei Gehfußpare vollständig bedeckt. In der Anfangsstellung, von der der Krebs bei der Ausführung des Schwimmstoßes ausgeht, wird der Schwanzfächer entweder gestreckt oder leicht ventralwärts eingeschlagen gehalten. Genauere Beobachtungen ergaben, daß das Telson mit den Uropoden zu Beginn des Schwanzschlages in den meisten Fällen gegen die anderen Abdominalsegmente in einem Winkel von 50° bis zu einem rechten eingeschlagen ist. Wurde der Krebs in einem Moment gereizt, in dem er sein Abdomen vollständig gestreckt hielt, so fand erst ein verhältnismäßig langsames Abknicken des Schwanzfächers und erst darauf der Ruderschlag statt.

¹⁾ Der Krebs. Internationale wissenschaftl. Bibliothek 48, 81. 1881.

²⁾ Der eingereichten Originalarbeit sind zwecks besserer Erläuterung 8 Abbildungen beigegeben.

Der Schwanzfächer selbst ist zu Beginn des Ruderschlages ausgebreitet, wird jedoch beim Anlegen an die Ventralseite des Körpers und bei nachfolgender Streckung des Abdomens zusammengeklappt. In dieser Stellung bedeckt das Telson jederseits die Hälfte der Endopoditen, und diese wiederum die Hälfte der Exopoditen der Uropoden.

Beim Ruderschlag werden alle sieben Abdominalsegmente bewegt, wobei das erste Abdominalsegment den kürzesten, das letzte den weitesten Weg zurücklegt. Beobachtet man die Bewegungen der einzelnen Segmente, so ergibt sich, daß das erste Segment eine Bewegung von vorn nach hinten unten ausführt und dadurch mehr unter dem Thorax hervortritt. Das 2., 3. und 4. Segment führen eine Bewegung nach abwärts und schräg vorwärts und unten aus. Beim 5. und 6. kommt noch eine weitere Bewegung nach vorwärts hinzu, während das 7. Segment außer diesen Bewegungen noch eine nach vorn und schräg aufwärts und zuletzt eine direkt rostrad ausführt.

Beachtet man die Bahn, die der Krebs nach einem Ruderschlage im Wasser beschreibt, so ergibt sich zu Beginn ein ziemlich steiler Anstieg und nach Überschreitung des Gipfelpunktes ein langsames Abgleiten. Von der schrägen Stellung des Telsons ausgehend wird bei einem weiteren Einklappen des Abdomens ein Druck resultieren, der in jedem Zeitteilchen senkrecht zu der drückenden Fläche steht. Die Bewegung, die das Abdomen des Krebses infolge dieses Druckes ausführt, stellt eine kontinuierliche Kurve dar, deren Richtung in jedem Augenblicke parallel zu der Normalen auf der Fläche ist. Je nach der Anfangsstellung des Telsons ist die Kurve steiler oder flacher. Am steilsten ist sie, wenn das Telson in der Körperachse gehalten wurde. Dabei ist angenommen, daß die Bewegung im freien Wasser erfolgt, beim Abstoßen von dem Boden aus wird die Kurve flacher ausfallen.

Die Auslösung des Ruderschlages ist hauptsächlich auf die Bewegungen des Schwanzfächers zurückzuführen. Natürlich tragen auch die anderen Glieder je nach dem Betrage ihres Ausschlages und der Größe ihrer Fläche einen gewissen Teil bei, der den letzten Teil der Kurve flacher gestaltet. Zu beachten ist, daß der Angriffspunkt der Druckkraft von dem Schwerpunkte des Körpers entfernt ist, daß also zunächst eine Drehung um den Schwerpunkt stattfindet so lange, bis die Verbindungslinie zwischen Schwerpunkt und Angriffspunkt in die Richtung der Kraft fällt. Dadurch erklärt sich auch theoretisch der erste Teil der Kurve.

Während des Schwimmens werden vom Krebs die Gehfüße ganz an den Cephalothorax herangezogen und nach schräg vorn abwärts gestreckt. Die großen Scheren werden aneinandergelegt und nach vorn gestreckt; desgleichen die zweiten Antennen. Hierdurch erhält der Körper diejenige Form (sanfte Rundung am hinteren Teil des Krebs-

körpers, größter Querschnitt in der Mitte und ein spitzes Vorderende), die bekanntermaßen am geeignetsten ist zum Durchschneiden des Wassers.

Im letzten Teil des Ruderschlages scheint das Telson mit den Uropoden sich nur noch rostralwärts zu bewegen. Auch diese Erscheinung läßt sich theoretisch erklären. Denn würde hier noch ein Klappen (Bewegung gegen die Ventralseite) stattfinden, so müßte eine nach unten gerichtete Bewegung resultieren, was der Beobachtung der Kurve widerspricht. Hier wirken nur noch die geringen Drucke der ersten bis sechsten Abdominalglieder.

Nach Aufhören des Schlages und Überschreitung des Gipfelpunktes der Kurve findet ein langsames flaches Abgleiten statt. Die einzelnen Phasen der Bewegung folgen derartig schnell aufeinander, daß die genaue Analysierung erschwert ist, so ließ es sich auch nicht feststellen, ob das Aufhören des Schlages mit dem Erreichen des Gipfelpunktes der Kurve zusammenfällt, wahrscheinlich ist es nicht. Es besteht die Möglichkeit, daß der Krebs sich infolge des empfangenen Impulses noch weiter schräg aufwärts bewegt und dann erst absinkt, oder daß bereits während des letzten Teiles des Schlages eine schräg abwärts gerichtete Resultante auf ihn wirkt. Auf die Gestalt der Kurve dürfte dieses von geringem Einfluß sein.

Nach den Beobachtungen muß ich annehmen, daß das Einschlagen des Abdomens vom Beginn bis zur Beendigung nicht mit gleichbleibender Geschwindigkeit und Kraft erfolgt; beides nimmt meines Erachtens vom Beginn bis zum Ablauf der Bewegung ständig und kontinuierlich ab.

Der Krebs vermag sich nicht nur durch einen einmaligen Schlag fortzuschellen, sondern kann die Schwanzschläge mehrmals schnell aufeinander folgen lassen. Die beschriebene Bahn zeigt in letzterem Falle eine Summationskurve, da nach jedem Schlage ein weiterer geringer Anstieg erfolgt. Die zurückgelegte Entfernung wird nicht wesentlich vergrößert. Die Geschwindigkeit jedoch, mit der dieselbe Strecke zurückgelegt wird, ist gesteigert.
